

И. Л. Окштейн

**ТЕРМОБИОЛОГИЯ КРУГЛОГОЛОВКИ-ВЕРТИХВОСТКИ
PHRYNOCEPHALUS GUTTATUS (GMELIN, 1789)
В АСТРАХАНСКОЙ ОБЛАСТИ**

В мае у круглоголовки-вертихвостки определены *термофизиологические* (максимальная 41,3 °C и минимальная 35,7 °C температуры полной активности, модальный диапазон термостабилизации 38–40 °C, мода 38,6) и *термоэкологические* (добровольные максимум и минимум, предпочитаемые, ночные температуры 10–22 °C) *показатели активности*. Описаны диапазоны температур тела для *общих форм поведения*: нагревание (22,5–36,1 °C), термостабилизирующее поведение (35,7–41,0 °C), добровольный перегрев (36,0–41,3 °C) и остывание (37,8–29,3 °C). Библиогр. 7 назв. Ил. 2. Табл. 2.

Ключевые слова: термобиология, общие формы поведения, температурные факторы среды, *Phrynocephalus guttatus*, Agamidae.

I. L. Okshtein

THE THERMAL BIOLOGY OF THE *PHRYNOCEPHALUS GUTTATUS* (GMELIN, 1789) IN THE ASTRAKHAN REGION

Research Center “Kurchatov Institute”: State Scientific Center of the Russian Federation — Institute of Theoretical and Experimental Physics (State Organization “ITEP”),
25, Bolshaya Cheryomushkinskaya ul., Moscow, 117218, Russian Federation; okshtein@yandex.ru

Thermophysiological (maximum 41,3 °C and minimum 35,7 °C temperature of the full activity, mode thermostabilization range 38–40 °C, mode is 38,6 °C) and thermoecological (voluntary maximum and minimum, preferred temperatures, night temperatures 10–22 °C) activity indices were determined in *Ph. guttatus* in May. Four general forms of behavior were observed: warming (22,5–36,1 °C), thermostabilizing behavior (35,7–41,0 °C), voluntary overheat (36,0–41,3 °C) and cooling (37,8–29,3 °C). Refs 7. Figs 2. Tables 2.

Keywords: *Phrynocephalus guttatus*, Agamidae, thermal biology, general forms of behavior, preferred body temperature.

Исследования по термобиологии рептилий активно развиваются начиная с 30-х гг. XX в., подробнее см. [1]. В России методологические основы этих исследований были сформулированы В. А. Черлиным в 1983 г. [2] и в 2010 г., с некоторыми изменениями в терминологии, изданы в форме руководства [4]. Однако термобиология большинства российских видов рептилий остается неизученной. В частности, термофизиологические и термоэкологические показатели определены только для песчаной *Ph. interscapularis*, ушастой *Ph. mystaceus* [6] и, частично, пестрой *Ph. versicolor* [1] круглоголовок.

И. Л. Окштейн (okshtein@yandex.ru): НИЦ «Курчатовский институт»: Государственный научный центр Российской Федерации — Институт Теоретической и Экспериментальной Физики (ФГБУ «ГНЦ РФ ИТЭФ»), Российская Федерация, 117218, Москва, Большая Черёмушkinsкая, 25.

© Санкт-Петербургский государственный университет, 2016

Материал и методика

Исследования проводились в Харабалинском районе Астраханской области, на полигоне примерно 70×150 м в районе ст. Досанг 4–8 мая 2014 г. в двух вариантах: непосредственно в природе и в специально построенной прозрачной загородке 5×5 м (идея принадлежит Г. В. Полюновой и часто используется в термобиологических исследованиях [3]). Результаты в природе и в загородке ничем не отличались, и были впоследствии объединены. Все температуры измерялись прибором *testo 830-T2* с помощью специального щупа-термопары, каждое измерение занимало 3–5 с. Измерялись ректальные температуры взрослых особей круглоголовки-вертихвостки *Phrynocephalus guttatus*, а также целый ряд температур среды (см. далее), в соответствии с рекомендациями В. А. Черлина [4], там же даются определения всех используемых в настоящей работе термобиологических терминов. Английский вариант терминологии дается в соответствии с [7]. Учитывались общие формы поведения рептилий: *нагревание* (далее — Н), *термостабилизирующее поведение* (ТСП), *добровольный перегрев* (ДП), *остывание* (О).

Результаты и обсуждение

Норы *Ph. guttatus* неглубокие, не более 2 см в глубину от уровня входа, состоят из почти горизонтального прохода полуовального сечения высотой 1 см и длиной 3–6 см, и плоской округлой камеры диаметром 4–5 см, располагаются чаще всего на прикустовых буграх белой полыни или песчаной акации, но иногда выкапываются на открытых участках песка с мелкими злаками (костёр безостый и др.). Если ящерица находится внутри, вход в нору закрыт выбросом песка и малозаметен. При повторном использовании, после входа в нору ящерица всегда делает несколько копательных движений, закрывая вход. Температура в норе равна температуре почвы на такой же глубине, и ранним утром на 2–3 °С выше температуры на поверхности (в период выполнения данной работы в 6 ч утра указанные температуры составляли 10–14 и 8–12 °С соответственно). При теплой солнечной погоде выход из нор происходит около 8 ч (в интервале 7.50–9.15) при температуре поверхности почвы от 22 до 30 °С ($n=18$). Поэтому *температуры ночного покоя* можно считать изменяющимися в интервале 10–22 °С. В раннеутреннее время (до 9.30–10.00) и, иногда, при остывании ректальные температуры превышают и максимальные температуры поверхности грунта, и воздуха, следовательно, являются результатом прямой инсоляции (рис. 1, Б и В). Поэтому большое значение должны иметь часто наблюдаемые в это время посадка спиной к солнцу и наклон спины ящерицы перпендикулярно солнечным лучам. Последний вывод подтверждается фактом, что утреннее нагревание и остывание в террариуме отличаются от таковых в природе тем, что ящерицы располагают туловище горизонтально [5]. При утреннем нагревании ящерицы передвигаются мало и вообще малозаметны, часто нагревание происходит на прикустовых буграх под защитой колючей растительности. Переход к термостабилизирующему поведению связан с появлением ящериц на открытых участках песка (и именно в этот момент они начинают регистрироваться при маршрутных учетах), причем начинаются активные демонстрационные движения хвоста и социальные взаимодействия. По мере повышения температуры круглого-

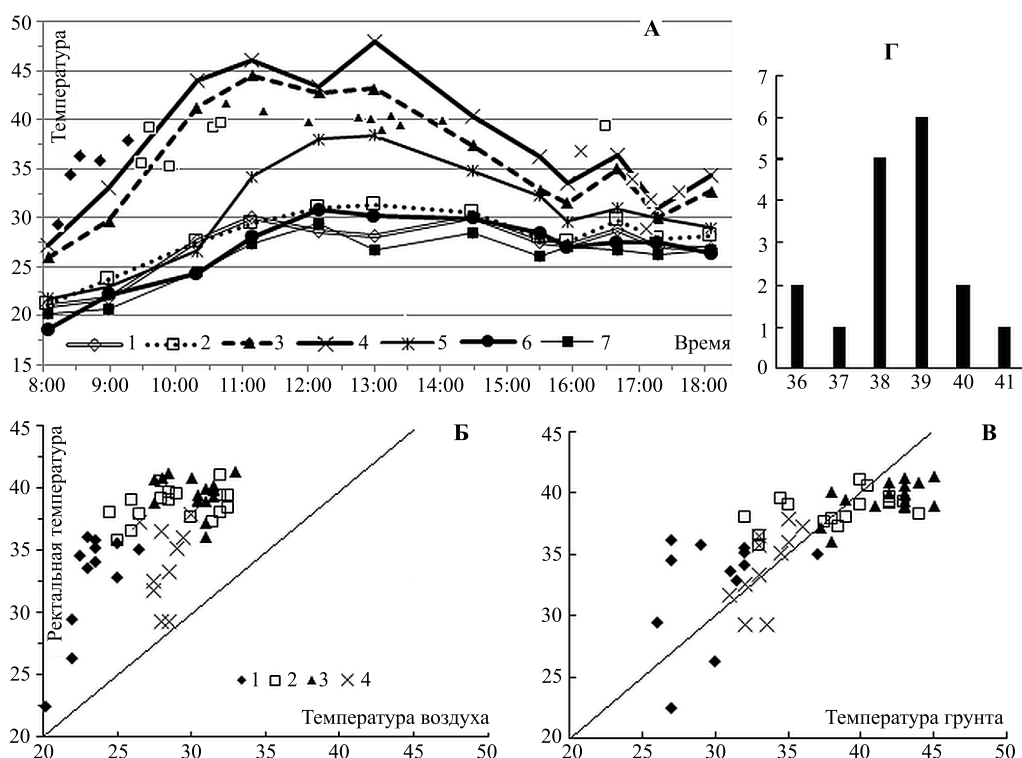


Рис. 1.

А. Температуры среды и ректальные температуры *Ph. guttatus* в разное время суток (6 мая 2014 г.): 1 — воздух на высоте 50 см; 2 — воздух на высоте 2 см над прогретым грунтом; 3 — температура на солнцепеке; 4 — температура на солнцепеке, всякий раз специально выбиралась самая прогретая точка; 5 — грунт на глубине 2 см; 6 — грунт на глубине 5 см; 7 — грунт в глубокой тени. Отдельными маркерами обозначены ректальные температуры.

Б. Связь ректальных температур и температур воздуха на высоте 2 см.

В. Связь ректальных температур и температур грунта на солнцепеке. Сплошной линией показана ситуация равенства температур тела и воздуха (Б) и поверхности грунта (В). Видно, что температуры тела отклоняются от температуры субстрата при низких утренних температурах (за счет инсоляции) и при добровольном перегреве (в тени либо за счет обдува холодным воздухом).

Г. Распределение частот встречаемости различных ректальных температур при термостабилизирующем поведении. Отдельными маркерами везде обозначены ректальные температуры при различных общих формах поведения: 1 — при утреннем нагревании, 2 — при термостабилизирующем поведении, 3 — при добровольном перегреве, 4 — при остывании.

Таблица 1. Ректальные температуры (°C) *Ph. guttatus* при различных общих формах поведения

Общие формы поведения	Утреннее нагревание (n=12)	Термостабилизирующее поведение (n=17)	Добровольный перегрев (n=17)	Остывание (n=11)
Ректальная температура	22,5–36,1	35,7–41,0 (38,6±1,8)	36,0–41,3 (39,5±1,8)	37,8–29,3

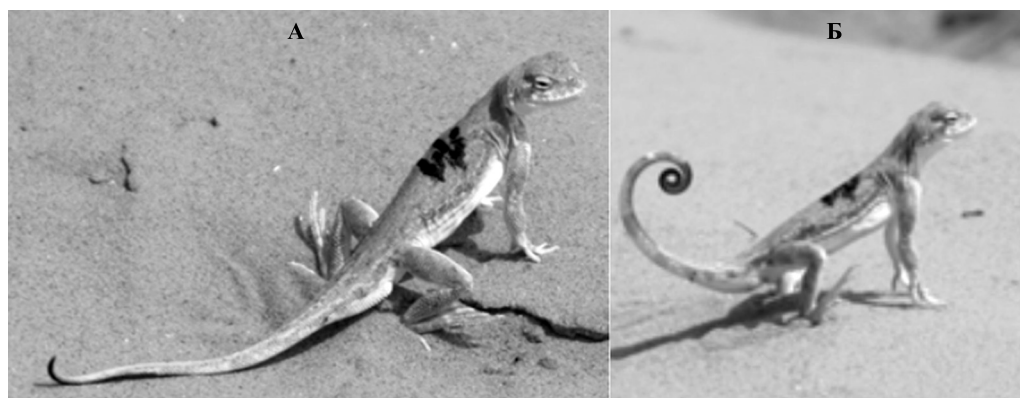


Рис. 2. Терморегуляционное поведение *Ph. guttatus*: А, Б — два варианта добровольного перегрева

ловки уходят в ажурную тень и, позднее, в густую тень у оснований кустов песчаной акации и белой полыни.

Часто добровольный перегрев происходит на обдуваемых ветром открытых участках, иногда ящерицы забираются на небольшие растения и низко расположенные побеги кустарников. Отмечены поведенческие акты *Ph. guttatus*, прямо направленные на регуляцию температуры тела: приподнимание тела над грунтом, поднимание пальцев задних ног (поза «на пятках»), поднимание передних лап на выпрямленных пальцах (рис. 2). При этом положение тела соответствует описаниям для ушастой и песчаной круглоголовок ([2]: «лежание», «сидение» и «стояние» в тени и на солнце). Самые стабильные температуры тела наблюдаются при термостабилизирующем поведении и добровольном перегреве (табл. 1).

Переход к дневному отдыху в норах происходил лишь у части животных. Рытье нор в середине и в конце дня происходит многократно, большинство особей совершает несколько (от 1 до 9, в среднем 2,4, $n=31$) последовательных попыток, причем часть нор при этом обрушиваются. Часть нор, с виду вполне пригодных, ящерицы все равно покидают и роют новые. В результате, уход в норы как в середине дня, так и вечером для многих особей растягивается по времени, и около 5% популяции после многих неудачных попыток вообще остаются ночевать на поверхности. Вторичное термостабилизирующее поведение почти не наблюдалось из-за того, что погода во второй половине дня становилась пасмурной с ветром около 10 м/с. Ящерицы около 15 ч сразу переходили к длительному остыванию на солнечной стороне прикустовых бугров, охлаждались холодным ветром ниже температур грунта и затем уходили в норы около 17 ч при температуре грунта около 35 °С и ректальных температурах около 30 °С.

Полученные данные позволяют определить некоторые термоэкологические показатели для *Ph. guttatus* (табл. 2, для сравнения указаны аналогичные показатели для трех видов круглоголовок — *Ph. mystaceus*, *Ph. interscapularis* и *Ph. versicolor*). Более того, ящерицы имеют возможность свободно регулировать температуру тела, и выбор ими температур тела в данном случае является добровольным (это видно из ослабления связи температур тела и почвы и того, что распределение частот встречаемости (Г) характерно для свободного выбора температур (см. [4, с. 91

Таблица 2. Термозкологические показатели некоторых видов круглоголовков (°С)

Показатель	Круглоголовка-вертихвостка (данные наст. работы)	Пестрая круглоголовка (данные из [1], Тува)	Ушастая круглоголовка (данные из [6], Каракумы)			Песчаная круглоголовка (данные из [6], Каракумы)			
	весна, май	лето	весна	лето	осень	весна		лето	осень
						апрель	май		
Добровольный минимум	35,7	36	37,0	36,0	36,5	38,0	37,5	38,0	38,0
Добровольный максимум	41,3	38,8	41,5	44,2	39,4	43,5	44,0	44,2	45,0
Интервал добровольных температур	5,6	2,8	4,5	8,2	3,0	5,5	6,5	6,2	7,0
Предпочитаемые температуры	38,0–40,0	?	38,0–41,0	38,0–41,0, 5–42,0	37,0–39,5, 5–39,0	39,0–41,5	39,0–42,0	40,0–43,0	39,0–43,0
Мода диапазона предпочитаемых температур	38,6	?	39,8	39,3	38,8	40,5	40,6	41,	41,5
Минимальные ночные температуры	10–14	13,5	23–25	25–28	27–28	7–10	15–17	33 или 23	27
Суточная амплитуда температуры тела	27–31	25	15–20	15–17	15–17	30–35	25–28	10 или 20	15

и рис. 30В]). Поэтому проявленные температурные характеристики — термофизиологические, т.е. у *Ph. guttatus* 35,7 и 41,3 °С — минимальная и максимальная температуры полной активности, и 38,0–40,0 °С — модальный диапазон термостабилизации.

* * *

Благодарим С.Филатова, А.Корнееву, А.Герасимову, Е.Киселёву, Д.Боровую, И.Пилипенко, И.Кузнецову, Е.Сутырина, Н.Евтушенко за неоценимо важную практическую помощь в проведении настоящего исследования.

Литература

1. Кропачев И.И. Термобиология Пёстрой круглоголовки Кулагина, *Phrynocephalus versicolor* Kulagini Bedriaga, 1909 (Squamata: Agamidae) на северной границе ареала вида, в Туве // Известия СамНЦ РАН. 2013. Т. 15, № 3(7). С. 2319–2327.
2. Черлин В.А. Способы адаптации пресмыкающихся к температурным условиям среды // Журн. общ. биол. 1983. Т. 64, № 6. С. 753–764.
3. Черлин В.А., Музыченко И.В. Термобиология сетчатой ящурки (*Eremias grammica*), ушастой (*Phrynocephalus mystaceus*) и песчаной (*Phr. interscapularis*) круглоголовок летом в Восточных Каракумах // Зоол. журн. 1983. Т. 62, вып. 6. С. 897–908.
4. Черлин В.А. Термобиология рептилий. Общие сведения и методы исследований (руководство). СПб.: Издательство «Русско-Балтийский информационный центр «БЛИЦ»», 2010. 124 с.

5. Вдовин А. С., Иванова-Дятлова А. Ю., Жуков А. С., Исаева О. И., Окштейн И. Л. Структура общих форм поведения у трех видов дневных ящериц // Вопросы герпетологии. Материалы Четвертого съезда Герпетологического общества им. А. М. Никольского. СПб.: Русская коллекция, 2011. С. 50–55.

6. Черлин В. А., Музыченко И. В. Сезонная изменчивость термобиологических показателей некоторых аридных ящериц // Зоологический журнал. 1988. Т. 67, № 3. С. 406–416.

7. Cherlin V. A. Thermal adaptations in reptiles, mechanisms of their formation and significance in phylogeny // Some important aspects of thermal biology of reptiles. Saarbrücken, Lambert Academic Publishing, 2015. P. 126–125.

Для цитирования: Окштейн И. Л. Термобиология круглоголовки-вертихвостки *Phrynocephalus guttatus* (Gmelin, 1789) в Астраханской области // Вестник Санкт-Петербургского университета. Серия 3. Биология. 2016. Вып. 3. С. 107–112. DOI: 10.21638/11701/spbu03.2016.318

References

1. Kropachev I. I. Termobiologiya Pestroi kruglogolovki Kulagina, *Phrynocephalus versicolor* Kulagini Bedriaga, 1909 (Squamata: Agamidae) na severnoi granitse areala vida, v Tuve [The thermal biology of the *Phrynocephalus versicolor* kulagini Bedriaga, 1909 (Squamata: Agamidae) on the northern border distribution range of the species in Tuva republic]. *Izvestiya SamNTs RAN [Proceedings of the Samara Scientific Center RAS]*, 2013, vol. 15, no. 3(7), pp. 2319–2327. (In Russian)

2. Cherlin V. A. Sposoby adaptatsii presmykaiushchikhsia k temperaturnym usloviyam sredy [Ways of adaptation of reptiles to environmental temperature]. *Zhurn. obshch. biol.*, 1983, vol. 64, no. 6, pp. 753–764. (In Russian)

3. Cherlin V. A., Muzychenko I. V. Termobiologiya setchatoi iashchurki (*Eremias grammica*), ushastoi (*Phrynocephalus mystaceus*) i peschanoi (*Phr. interscapularis*) kruglogolovok letom v Vostochnykh Karakumakh [The thermobiology of *Eremias grammica*, *Phrynocephalus mystaceus* and *Phr. interscapularis* in eastern Karakum desert]. *Zool. zhurn. [Russian Journal of Zoology]*, 1983, vol. 62, issue 6, pp. 897–908. (In Russian)

4. Cherlin V. A. *Termobiologiya reptilii. Obshchie svedeniia i metody issledovaniia (rukovodstvo)* [The thermal biology of Reptiles. General information and research methods (management)]. St. Petersburg, Russko-Baltiiskii informatsionnyi tsentr «BLITs» Publ., 2010. 124 p. (In Russian)

5. Vdovin A. S., Ivanova-Diatlova A. Iu., Zhukov A. S., Isaeva O. I., Okshtein I. L. Struktura obshchikh form povedeniia u trekh vidov dnevykh iashcherits [Structure of the general forms of behavior at three species of diurnal lizards]. *Voprosy gerpetologii. Materialy Chetvertogo s"ezda Gerpetologicheskogo obshchestva im. A. M. Nikol'skogo [The Problems of Herpetology. Proceedings of the 4th Meeting of the Nikolsky Herpetological Society]*. St. Petersburg, Russkaia kollektsiia Publ., 2011, pp. 50–55. (In Russian)

6. Cherlin V. A., Muzychenko I. V. Sezonnaia izmenchivost' termobiologicheskikh pokazatelei nekotorykh aridnykh iashcherits [The seasonal variability of thermobiological indices of some arid lizards]. *Zoologicheskii zhurnal [Russian Journal of Zoology]*, 1988, vol. 67, no. 3, pp. 406–416. (In Russian)

7. Cherlin V. A. Thermal adaptations in reptiles, mechanisms of their formation and significance in phylogeny. *Some important aspects of thermal biology of reptiles*. Saarbrücken, Lambert Academic Publishing, 2015, pp. 126–125.

For citation: Okshtein I. L. The thermal biology of the *Phrynocephalus guttatus* (Gmelin, 1789) in the Astrakhan region. *Vestnik of Saint Petersburg University. Series 3. Biology*, 2016, issue 3, pp. 107–112. DOI: 10.21638/11701/spbu03.2016.318

Статья поступила в редакцию 25 января 2016 г., принята 22 мая 2016 г.

Сведения об авторе:

Окштейн Игорь Леонидович — научный сотрудник

Okstein Igor L. — Researcher